

(Aus dem Institut für Angewandte Zoologie der Universität Bonn)

Die Kotabgabe bei Aphiden (Aphidina, Hemiptera)

Von

HARTWIG KUNKEL, Bonn

Modes of Defecation among Aphids (Aphidina, Hemiptera)

Einleitung

Die Aphiden gehören mit den anderen Vertretern der Pflanzenläuse (Sternorrhyncha) und den meisten Arten der Zikaden (Auchenorrhyncha) zu den einzigen Insekten, die sich in ihrer Ernährung auf den Phloemsaft der Pflanzen spezialisiert haben. Bei den Zikaden gibt es noch zwei kleinere Gruppen, die sich ausschließlich aus den Xylembahnen ernähren. Alle diese Arten zapfen also das Leitungsbahnsystem höherer Pflanzen an. Deshalb nenne ich sie „Systembibitoren“ (Kunkel, 1967; -„bibitor“ = Trinker, weil aktives Saugen nicht immer erforderlich ist). Konvergent bei verschiedenen systematischen Gruppen wurde sekundär die Nahrungsentnahme aus den Phloemleitungsbahnen aufgegeben. Unter den Aphiden sind es die beiden Familien Adelgidae und Phylloxeridae mit nur 4 % aller Blattlausarten, die sich jetzt auf Zellsaftvakuolen spezialisiert haben. Nicht das ganze System von Leitungsbahnen mit seinen schnellen Zuflußmöglichkeiten wird genutzt, sondern es erfolgt für einen längeren Zeitraum aus nur einer Zelle die Entnahme des Pflanzensaftes. Für diesen Typ wurde der Terminus „Lokalbibitor“ vorgeschlagen.

Die Systembibitoren haben einen enormen Durchfluß an Nahrung, d. h. sie nehmen viel Saft auf und koten viel aus. Stammt die Nahrung aus dem Phloem, so ist der Kot u. a. zuckerhaltig und allgemeiner bekannt unter dem Namen „Honigtau“. Ökologisch spielt er eine große Rolle: Vor allem viele adulte Dipteren und Hymenopteren sind von ihm abhängig. So erscheint er auch in den meisten Bienenhonigen und ist deshalb für die Imkerei wichtig. Die überwiegende Anzahl einheimischer Ameisenarten würde ohne diesen Kot nicht existieren können. Auf die vielfältigen Wechselbeziehungen zwischen Aphiden und Ameisen soll in einer folgenden Arbeit eingegangen werden.

Für die Erzeugerin kann die überaus große Menge eines klebrigflüssigen Kotes aber gefährlich werden. Sie selbst kann verkleben oder an der Pflanze festhaften; da die Pflanzenläuse gern in Kolonie siedeln, sind benachbarte Artgenossen ebenfalls betroffen. Katastrophal müßte sich die Kotproduktion in geschlossenen Höhlungen, etwa in Gallen, auswirken.

Durch eine Anzahl morphologischer und ethologischer Einrichtungen gelingt es aber den Pflanzenläusen, die Gefahr eines Verklebens zu ver-

mindern oder auszuschließen. Wie folgend dargelegt wird, haben die Aphiden vor allem drei Wege beschritten, den zuckerreichen Kot unschädlich zu machen:

1. durch Auffangen in Wachsfäden,
2. durch Abspritzen,
3. durch Abschleudern.

Vorläufige Ergebnisse über das Gesamtgebiet sind bereits bei Kloft (1965) zitiert und bei Kunkel (1969) zusammengefaßt worden. Um eine möglichst breite Übersicht über solche Einrichtungen zu erlangen, untersuchte ich daraufhin über 150 Aphidenarten aus allen einheimischen Familien. Ziel der vorliegenden Arbeit ist es, die für jene Taxa kennzeichnenden Unterschiede darzustellen.

Bildung eines in Wachsfäden gehaltenen Kottropfens am Anus

Für fast alle Systembibitoren unter den Sternorrhynchen lassen sich einige Einrichtungen beschreiben, die ihnen gemeinsam sind und mit deren Hilfe der Kot unschädlich gemacht wird. Um die Adhäsion des klebrigen Kotes am eigenen Körper herabzusetzen, werden von den Sternorrhynchen die beiden folgenden Epidermisbildungen eingesetzt: a) Produktion von Wachs, in Form von Wachsfäden und/oder Wachsreif. b) Ausbildung von z. T. sehr spezialisierten Haaren (besonders auch bei evoluierten bzw. „jüngeren“ Gruppen der Aphidina zu finden; sie werden weiter unten näher beschrieben). Der Kot wird in der Rectalblase gesammelt und in einem zur Körpergröße recht voluminösen Tropfen abgegeben. Wahrscheinlich wurde primär bei den Sternorrhynchen die Flüssigkeit mit großer Kraft durch die Rectalmuskularis ausgespritzt, wobei sie in kleinere Einzeltropfen zerfällt. Bei diesem Vorgang wird das Abdomenende hoch über die Körper der Koloniegefährten gehalten. Ein solches Verhalten finden wir heute nur noch bei den Coccina, Aleyrodina und den adulten Männchen der Psyllina.

Allen Aphiden ist dagegen gemeinsam, daß der Kottropfen als Ganzes aus dem Anus austritt und dort für eine gewisse, verschieden lange Zeit hängen bleibt (mögliche Ausnahme: „Abspritzen“, s. u.). Dieses Hängenbleiben wird gewährleistet durch perianale Haare und ein mehr oder weniger ausgeprägtes Vorwölben des letzten, 10. Tergits (Cauda) nach hinten über das Körperende.

Bei den „alten“ Familien Pemphigidae und Mindaridae (und auch bei den Adelgidae, obwohl sie Lokalbibitoren sind) ist die Bedeutung dieser Bildung nicht sehr verständlich. Ihre nur wenig das Körperende überragende Cauda trägt meistens nur zwei nach hinten gerichtete Haare. Der Kottropfen wird bei diesen Gruppen von Wachsfäden aufgefangen. Sie werden von überwiegend dorsal gelegenen sog. fazettierten Wachsdrüsen

produziert, deren Aufbau und Verteilungsmuster am Körper hier nicht näher erörtert werden soll. Die Wachstumsrichtung dieser Fäden ist betont caudad.

Ich hielt z. B. *Schizoneura ulmi* (L.) oder *Eriosoma lanigerum* Hausm. längere Zeit in einer feuchten Kammer auf abgeschnittenen Blättern bzw. auf Rinde. Sie gaben hier den Kot ohne Heben des Abdomens in kleineren Portionen ab, wobei sich am Anus ein stark anwachsender Honigtautropfen bildete. Von einer gewissen Größe an wurde er von den nach hinten wachsenden Wachsfäden mitgeschoben und verlor schließlich den Kontakt mit dem Anus. Auch durch Fortbewegungen der Tiere kann unter Einfluß der Schwerkraft der Tropfen abgestreift werden. In Tab. 2 ist die Verbreitung dieses Modus zusammengefaßt.

Innerhalb der Sternorrhynchen kennen wir noch bei den Larven und adulten Weibchen der Psyllina eine ähnliche Art der Kotabgabe. Bei ihnen sind die Wachsdrüsen für diesen Zweck noch spezialisierter: die Fäden liegen in einer Schicht streng parallel und umhüllen den Kot so stabil, daß man von einem Kotsack spricht. Ich konnte bei Weibchen von *Psyllopsis iraxini* (L.) eine energische Seitwärtsbewegung des Abdomens mit gleichzeitigem kurzen Lüften der Flügel feststellen: So lösen sie sich aktiv von dem inzwischen vergrößerten Kotsack.

In einigen Fällen übernehmen Ameisen diese Aufgabe des Wachses, worauf jedoch hier nicht näher eingegangen werden soll.

Grundelemente im Verhalten und in der Morphologie beim aktiven Entfernen des Kotes

Die Aphiden benutzen zwei nachfolgend beschriebene Wege, den Tropfen aktiv vom Körper zu entfernen: a) Abspritzen. b) Abschleudern. Beiden Kotabgaben gemeinsam ist, daß das Abdomenende mit dem Anus hoch über die Körper der Koloniegefährten erhoben wird. Dabei bleiben die Rüsselborsten im Pflanzengewebe; der Körper muß gegenüber diesen Mundwerkzeugen abgeknickt werden. Der Knickpunkt kann zwischen Thorax und Abdomen liegen, wandert aber teilweise bei „jüngeren“ Gruppen nach vorn zwischen die Grenze von Epicranium (Kopfkapsel) und dem Vorderkopf, dem sog. Schnabel (Abb. 1). Der Vorderkopf besteht aus Anteclypeus, Postclypeus, Labrum und Laminae mandibulares et maxillares. Diese Beweglichkeit des Vorderkopfes gegenüber dem Restkörper wird hier erstmals beschrieben. Die Sternorrhynchen zeigen im allgemeinen in allen Lebensphasen eine hypognathe Stellung des Mundes. Bei vielen Gruppen der Aphidina finden wir diese Haltung ebenso in der Wander- oder Fluchtphase wie auch in der Saugphase. Sämtlichen Aphiden ist diese Stellung in der Flucht- oder Wanderphase gemeinsam, während in der Phase der Nahrungssuche, vor allem aber in jener der Nahrungsaufnahme evoluierte Gruppen der Aphiden ihren Vorderkopf weiter nach vorn halten.

Zwischen Epicranium und Vorderkopf befindet sich eine U-förmige Rinne. Hier verhärtet sich das Chitin nicht (Blaufärbung mit Azan). Die Rinne mündet zu beiden Seiten in die ebenfalls weiche Ventralregion des Prothorax. Diesen Bereich beschreibt schon Weber (1928) als „membranös“. Der vordere Abschnitt der Rinne, zwischen Frons und Vorderkopf entspricht einer Epistomalnaht und hat weitgehend die Funktion eines Scharniers.

Nicht bei allen Spezies ist hier die Rinne so breit entwickelt, wie es in Abb. 1 für *Megoura viciae* (Buckt.) dargestellt wird.

Höher evoluierte Gruppen haben für die Abwehr eine besondere Reaktion entwickelt, bei der sie das Abdomen und die Hinterbeine steil von der Pflanzenoberfläche heben und mit heftigen Beinbewegungen und Seitwärtsschlenkern des Körpers den Feind abzudrängen versuchen (Kloft, 1959). Dabei biegen sich viele Aphiden an der Grenze Thorax zu Abdomen durch; die Mittelbeine bleiben geknickt und fest an der Unterlage. Auch eine eingeschränkte Beweglichkeit des Vorderkopfes hat den Vorteil, daß Unebenheiten auf der Pflanzenoberfläche ausgeglichen werden können, und daß die Beweglichkeit (Vorwärtsbewegungen) des Körpers etwa bei einer Abwehr-Fluchtreaktion erhöht wird. Aphiden mit weiter vorgestelltem Vorderkopf dagegen biegen sich nur schwach an der Grenze Thorax-Kopf,

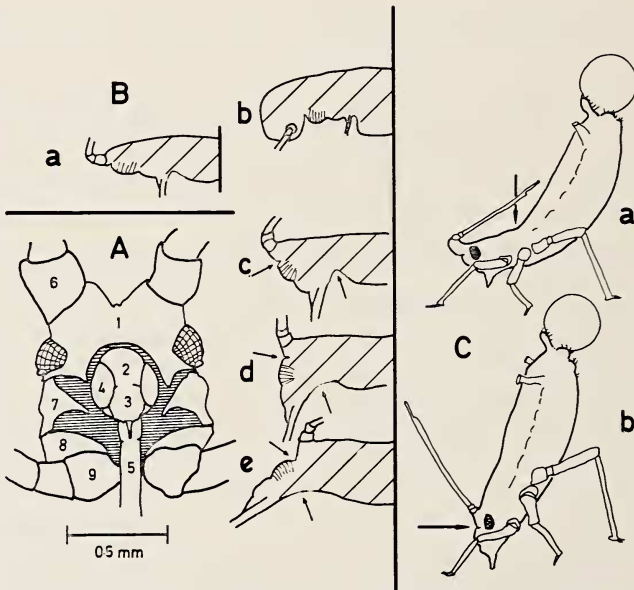


Abb. 1. A: Ventrale Kopf- und Prothoraxregion bei einer adulten apteren *Megoura viciae* (Buckt.), halbschematisch. Membranöse Partien schraffiert. 1 Kopfkapsel, 2 Pro-, 3 Anteclypeus, 4 Lamina mandibularis, 5 Labium, 6 Scapus, 7 Episternum, 8 Epimerum, 9 Coxa. B: Schemata der Saugstellung des Vorderkopfes bei verschiedenen Aphiden (zur Verdeutlichung wurden die am Proclypeus inserierenden Muskeln der Mundpumpe und die Basis der Antennen mitgezeichnet); a: „hypognath“ Ausgangstyp. In der Wanderphase wird bei allen Aphiden zusätzlich auch das Labium nach hinten gestellt; b: Hypognathie bei Lokalbibitoren. Der Thorakalbereich ist nach vorn gerückt; c: halb-„orthognathe“; d: „orthognathe“; e: ± „prognathe“ Stellung. Membranöse Regionen (Pfeile!) ermöglichen die Beweglichkeit des Vorderkopfes. Vorkommen s. Text. C: Aufstellen des Körpers, wobei der Vorderkopf und die im Pflanzengewebe befindlichen Stechborsten in ihrer Lage bleiben, Schemata. Hauptknickpunkt (Pfeil!) bei a: Grenze Thorax-Abdomen, bei b: zwischen Vorderkopf und Frons.

Tabelle 1: Einige Funktionen des Hinterbeinpaares bei den
Aphidina vivioivpara

Funktion	Verbreitung
Ovipare benutzen die Hinterbeine, um ihre Eier mit Wachsfäden (abgeleitet auch nur mit Wachsreif) zu bedecken.	Primäres Merkmal an verschiedenen Stellen des Systems konvergent aufgegeben. Dafür sind spezialisierte, ventral seitlich liegende Wachsdrüsen bei einigen Vertretern der Mindaridae, Hormaphididae, Thelaxidae, Callaphididae und Aphididae bekannt. Verhalten aber auch bei Pemphigidae* und Lachnidae (<i>Cinara</i> sp.) beobachtet.
Hinterbeine helfen beim Häutungsvorgang.	Wohl bei allen Aphidina.
Die freie Exuvie wird mit einem Hinterbein erfaßt und nach vorn geschleudert (mögl. Sinn: Entfernen aus der Kolonie).	Bei <i>Myzus persicae</i> (Sulz.) beobachtet, nicht bei <i>Aphis fabae</i> Scop.
Hinterbeine dienen (neben Antennen, selten andere Beine) zur unspezifischen Abwehr (Räuber, Parasiten, Koloniemitglieder usw.). Dabei wird das Hinterbeinpaar und das Abdomen gehoben, die Hinterbeine vertikal ± heftig bewegt, das Abdomen z. T. horizontal.	Verbreitet bei Chaitophoridae, Pterocommatidae, Lachnidae, Callaphididae, Drepanosiphonidae und Aphididae. Bei den Pemphigidae sehr vereinzelt und untypisch: <i>Tetraneura ulmi</i> (L.) und <i>Prociphilus fraxini</i> (Htg.) heben teilweise die Hinterbeine und das Abdomen ohne weitere Bewegungen. Bei anderen Familien wurde dieses Verhalten bisher nicht beobachtet.
Hinterbeine erhalten eine Funktion im Sozialkontakt mit Ameisen.	Näheres in der Arbeit: Kotabgabe der Aphiden unter Einfluß von Ameisen, unpubl.
Bei Beunruhigung wird mit den Hinterbeinschienen an den Reibplatten gerieben, die beidseitig ventral am Körperende liegen.	<i>Toxoptera aurantii</i> (B. d. F.) (Aphididae) n. Eastop, 1952.
Larven schleudern mit einem der Hinterbeine den vor der Anusöffnung hängenden Kottropfen fort.	s. Tab. 2.

* *Eriosoma lanigerum* (Hausm.) n. Mordvilko 1934; *Prociphilus fraxini* (Htg.) n. freundl. Mitteilung von Frau Dr. A. Fossel, Ennstal.

der Hauptknickpunkt liegt nun zwischen Clypeus und Frons (Abb. 1, c). Sie können also bei gegebenem Anlaß ihren Körper steil von der Pflanzenoberfläche heben, ohne daß der Vorderkopf mit den im Pflanzengewebe befindlichen Stechborsten seine Lage verändern müßte.

Viele Arten der Chaitophoriden, Pterocommatiden, Lachniden (Proto-lachnini) und auch Callaphididen, Drepanosiphoniden und Aphididen stellen ihren Vorderkopf auf der Pflanze nur halb nach vorn (schräg nach hinten); eine senkrechte Stellung („orthognath“) finden wir bei Vertretern der Lachniden, Callaphididen und Aphididen; eine nahezu „prognathe“ Haltung beim Saugen zeigen *Cinara* sp. (Lachnidae). Die abgeleitete ökologische Gruppe der Blattflächenbesiedler unter den Callaphididen und Aphididen belassen dagegen auch bei der Nahrungsaufnahme ihren Vorderkopf in der hypognathen Lage; möglicherweise um ihren Körper dichter an die Blattoberfläche heranzubringen. Bei den sehr sessilen Lokalbibitoren wandert der Kopf bauchwärts, thorakale Gebiete rücken nach vorn; der Vorderkopf liegt ventral in einer z. T. recht tiefen Höhlung (Abb. 1, B, b).

Als ein Anlaß, den Körper steil von der Pflanzenoberfläche zu stellen, wurde die Abwehr-Reaktion erwähnt. Ein ähnliches Verhalten zeigen dieserart evolvierte Gruppen (Beobachtungen bei Vertretern von Lachniden, Callaphididen, Drepanosiphoniden und Aphididen) bei extremer Koloniedichte, bei starker Sonneneinstrahlung, bei Weibchen, die Männchen erwarten, und vor allen Dingen beim Koten.

Vor Abgabe des Kotes wird der Körper aufgerichtet, die Antennen dabei von ihrer üblichen Lage beim Saugen (waagrecht über dem Körper) hochgehoben; bei den Drepanosiphoniden und Aphididen werden auch die Siphonen bewegt. Von anderen Familien sind mir bisher keine Arten mit (unabhängig voneinander) beweglichen Siphonen bekannt.

Aphiden (vor allem Aphididae) siedeln an einem senkrechten Trieb oder Stiel überwiegend mit dem Kopf nach unten ausgerichtet. Das Erheben des Abdomens wird so z. T. von der Schwerkraft unterstützt. Es wurde begonnen, dieses Verhalten näher zu analysieren. *Acyrtosiphon pisum* (Harris) bevorzugt auf einer senkrecht gestellten Parafilmfläche, hinter der sich eine künstliche Diät befindet, anscheinend keine Richtung. Bietet man die Diät

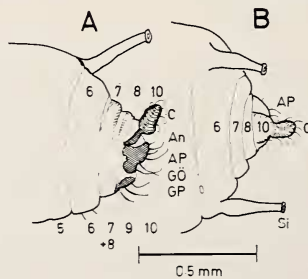


Abb. 2. Abdomenhinterende einer adulten apteren *Aphis fabae* Scop. A: Seitenansicht, Cauda hochgeklappt, kurz vor dem Austreten des Kottropfens. B: Dorsalansicht. (C) Cauda, (An) Anus, (AP) Analplatte, (GO) Geschlechtsöffnung, (GP) Genitalplatte, (Si) Siphon, Zahlen: Zählung der abdominalen Segmente.

in einem stielförmig gebogenen Parafilmkissen, so ordnet sich die Erbsenläus in Längsrichtung dieses Stieles, solange der Durchmesser des Stieles nicht mehr als etwa sechs Körperlängen der Aphide überschreitet. Wird der „Stiel“ in waagerechter Lage angeboten, so ordnen sich die Erbsenläuse jeweils zu etwa 50 % in die beiden möglichen Richtungen; bei senkrechter Aufstellung wird eindeutig (70—100 %) die Stellung mit dem Kopf nach unten bevorzugt.

Auf dem erhobenen Abdomenende muß der zur Körpergröße recht voluminöse Kottropfen balanciert werden. Er könnte sowohl dorsal als auch ventral abrollen. Zum Anus hin gekrümmte spezialisierte Haare (perianale Haare) stützen ihn (Abb. 2). Vor allem am letzten (10.) Segment sind sie ausgebildet. Das Sternum dieses Segmentes wird als Analplatte oder untere Afterklappe, das Tergum desselben als Cauda oder obere Afterklappe bezeichnet. Bei den weiblichen Adulten bildet auch das Sternum des 9. Segmentes (Genitalplatte) am Hinterrande solche Haare aus. Bei vielen Gruppen scheint weiterhin der Hinterrand des 8. Tergums unterstützende Haare hervorzubringen. Letztere finden wir vor allem bei Arten, die mit den Ameisen in Trophobiose leben.

Die Cauda soll offenbar den Rücken vor einem Abrollen des klebrigen Kotes schützen. Sie wird beim Koten wohl immer kochgeklappt, so daß sie bei erhobenem Abdomen beinahe in der Waagerechten liegt. Beobachten konnte ich dies allerdings nur bei der sehr über das Körperende herausragenden Cauda adulter Aphididen.

Da derart evoluierte Aphiden nun aktiv ihren Kot vom Körper entfernen, können sie auf die Ausbildung von Wachsfäden verzichten (s. auch Diskussion). Doch produzieren Epidermiszellen in bestimmten Körperregionen auch weiterhin einen Wachsreif: wohl immer ventral, häufig auch perianal. Der hydrophobe Wachsreif wird also an den Partien sezerniert, die durch den wäßrigen Kot besonders gefährdet sind.

Das Abspritzen des Kotes

Die Verbreitung dieses Modus ist in Tab. 2 für Larven zusammengestellt; hinzu kommt ihr adultes Stadium und das derjeniger Aphiden, die als Larven abschleudern. Der Tropfen bleibt vorerst am Anus sitzen, ehe er sich vom Körper trennt. Deshalb wird der Terminus „Abspritzen“ und nicht „Ausspritzen“ (aus dem Rectum) gebraucht. Zu diesem Verhalten sei eine im Gegensatz zu bisherigen Vorstellungen stehende Arbeitshypothese diskutiert:

- a) Kyber (1815) sah in dem am Anus hängenden Tropfen ein luftgefülltes Bläschen, das sich durch Aufplatzen vom Lauskörper trennt. Doch läßt sich der Tropfen unter dem Stereomikroskop vom Körperende, bevor er abgespritzt wird, abnehmen: er ist keine luftgefüllte Blase.

Tabelle 2: Art der Kotgabe und der Tibienbehaarung sowie das Vorkommen der Knopfcauda bei den Alphidina.

+ vorhanden, — nicht vorhanden, 0 koten nicht, sek. sekundär verändertes Merkmal; I Larven lassen den Kot von Wachsfäden auffangen, II Larven spritzen den Kot ab, III Larven schleudern den Kot ab, IV: A, B, C, D Behaarungstyp der Tibien, s. Text, V Vorkommen einer Knopfcauda bei Adulten; ¹ vermutet bei Gallbewohnern, ² möglicherweise unter Einfluß von Ameisen, ³ s. Text, ⁴ unter Einfluß von Ameisen (Kunkel, unpubl.; kein Produzieren von Wachsfäden).

	I	II	III	IV	V
Adelgidae	+	—	—	A	—
Phylloxeridae	0	0	0	A	—
Pemphigidae	+	—	—	A	—
Mindaridae	+	—	—	A	—
Hormaphididae	(+) ¹	+	—	B	sek. ? +
Anoeciidae	—	+ ²	—	B	
Thelaxidae s. str.	—	—	+	(C) ³	sek. ? +
Chaitophoridae	—	—	+	C	
Pterocommatidae	—	—	+	C	
Lachnidae	+ ⁴	+ ⁴	+	C; B ⁴	
Callaphididae	—	—	+	D; C ³	sek. ? +
Drepanosiphonidae	—	—	+	D	
Aphididae	—	—	+	D	

- b) Weit verbreitet (z. B. Leonhardt, 1940) ist die Hypothese, daß der Tropfen durch ein plötzliches Schwenken des Abdomens fortgeschleudert würde, doch konnte ich niemals diese Bewegung feststellen.
- c) Broadbent (1951) glaubte beobachtet zu haben, daß die nach vorn oben geklappte Cauda den Kottropfen fortschnippen würde. Doch wird die Cauda eindeutig erst einige Zeit, nachdem der Tropfen abgespritzt wor-

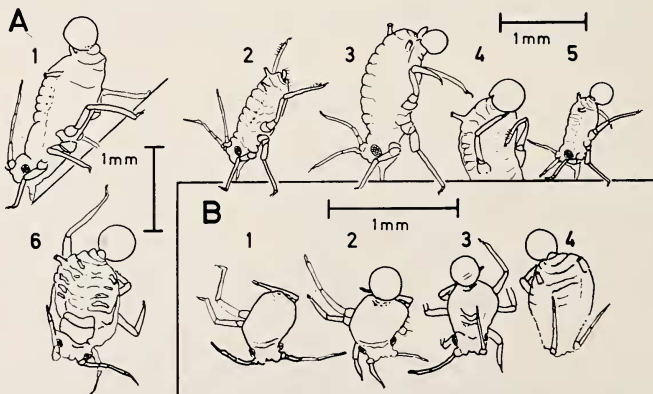


Abb. 3. Skizzen zum Kotverhalten nach Photos (mit Luminaren der Firma C. Zeiß). A: *Aphis fabae* Scop., 1 adult, 2 L2, 3 L4, 4 L4, 5 L1, 6 L4 (Nympe). B: *Myzus persicae* (Sulz.), 1—3 L1, 4 L2.

den ist, in ihre normale Lage zurückgebracht. Dies konnte ich u. a. bei *Aphis fabae* Scop., *Myzus persicae* (Sulz.) und *Megoura viciae* (Buckt.) (Aphididae) beobachten. Außerdem spritzen häufig gerade die Arten, die eine nur schwach entwickelte, halbmondförmige Cauda besitzen, den Kot ab. Hier ist keine Hebelkraft zu erwarten. Es ist allerdings seltsam, daß gerade viele Adulte eine besonders geformte Cauda, grob gesagt eine Kugel mit dickem Stiel (Knopfcauda), entwickelt haben. Sie findet sich bei den Hormaphididae, bei denen wir etwa die Entstehung des Kotabspritzens zu vermuten haben, und läßt sich in der phylogenetischen Reihe der „jüngeren“ Familien weiter verfolgen (Tab. 2). Anscheinend sitzt der Tropfen beim Abspritzen mehr dorsad, beim Abschleudern mehr ventrad (Abb. 3).

Die von mir vorgeschlagene Hypothese wäre, daß der am Anus in bestimmter, gesicherter Position gehaltene Kottropfen von einem kleineren Resttropfen, der zurückgehalten wurde und nun mit größerer Kraftanwendung der Rectalmuskularis herausgespritzt, mitgerissen wird. Im deutlichen Gegensatz zum Kot der Coccina und Aleyrodina erhält der Tropfen einer Aphide nur eine geringe kinetische Energie und fällt nach einer Entfernung von wenigen Zentimetern herunter. Das Problem läßt sich wohl nur durch eine kinematographische Methode lösen.

Im einzelnen kann das Kotabspritzen durch begleitende Verhaltensweisen variiert werden. So kann der Tropfen zunächst bei einigen Arten (artspezifisch!) wiederholt in einer Frequenz von etwa 1—2 Hz eingezogen und wieder ausgestoßen werden. Im extremen Maße finden wir dieses Phänomen bei der Lachnide *Cinara pectinatae* (*Buchneria pectinatae*) (Nördl.) (u. a. Leonhardt, 1940). Hier kann man es über Minuten verfolgen, also weit über hundert Male. Sie stößt während des Vorspieles aber nicht den ganzen Kot aus. Erst kurz vor dem Abspritzen wird ein im Volumen etwa doppelt so großer Tropfen abgeschieden. Nach der oben verlegten Hypothese scheint zwischen dem Tropfen, der am Anus sitzt, und dem vermuteten Resttropfen in der Rectalblase eine Verbindung zu bestehen. Das Aus- und Einziehen des Kotes findet sich weiterhin bei anderen *Cinara*-Arten, bei *Anoecia* sp. an *Cornus sanguinea* und bei *Drepanosiphum platanoidis* (Schrk.). Während man bei den vorhergehenden Arten vermuten kann, daß dieses Verhalten im Zusammenleben mit Ameisen entwickelt wurde (Signalisieren der Kotbereitschaft), trifft es bei der Ahornzierlaus nicht zu, da sie nie mit Ameisen zusammen gefunden wird. Als Andeutung eines derartigen Verhaltens zeigt sich bei vielen anderen Aphiden (z. B. *A. fabae*) im Vorspiel nur ein rhythmisch erscheinendes Glizern am Anus.

Eine weitere Verhaltenskomponente fand ich bei vielen ungeflügelten Adulten der Aphididen (z. B. *A. fabae*, *M. viciae* und *M. persicae*). Beim Aufrichten zum Koten lösen sich die Hinterbeine von der Pflanzenoberfläche, eines der Beine oder beide werden vertikal hin- und herbewegt. Das erinnert stark an das Vorspiel zum unten beschriebenen Abschleudern des Kotes bei den Larven. Vielleicht läßt sich diese Erscheinung als Retardation (Begriff s. Tembrock, 1968) apterer Adulten verstehen, die im Zusammenhang mit der pflanzenparasitischen Lebensform zu sehen ist. Die alate *M. persicae* dagegen hebt ihre Hinterbeine beim Koten nicht hoch. Bei ihr werden Antennen und Siphonen bewegt; im letzten Moment vor dem Abspritzen wird der Körper steiler gehalten. Die Flügel verbleiben unbewegt in ihrer Lage.

Bei den ungeflügelten Adulten anderer Familien (z. B. Chaitophoridae und Callaphididae) geschieht das Koten äußerst schnell und offenbar ohne besondere Begleiterscheinungen, außer Antennenbewegungen.

Das Abschleudern des Kotes

Die Larve einer Reihe von Aphiden-Familien haben ein anderes Verhalten entwickelt, den Kottropfen vom Körper zu entfernen. Sie schleudern ihn mit einem der Hinterbeine weg.

Smith (1937) beschrieb dieses Verfahren bei der Aphidide *Hyalopterus pruni* (Geoff.) zum ersten Mal. Broadbent (1951) wies darauf hin, daß nur Larven abschleudern. Er gibt etwa ein Dutzend Aphididae-Arten an. Ich konnte das Abschleudern zusätzlich bei einer Reihe von Aphiden-Familien finden; über die Verbreitung gibt Tab. 2 Auskunft.

Die Aphiden benutzen ihre Hinterbeine noch für andere Tätigkeiten (zusammengestellt in Tab. 1), so daß der Schritt, mit ihnen auch die Kottropfen zu entfernen, nicht allzu überraschend erscheint.

Beim Koten richten die Larven ihren Körper auf, heben ein Hinterbein von der Pflanzenoberfläche hoch und bewegen es eine zeitlang (5—30mal) mit einer Frequenz von etwa 1 Hz vertikal an der Abdomenseite hin und her. Manche Arten und Individuen, besonders aus der Familie der Aphididae, heben auch beide Hinterbeine, pendeln aber nur mit einem. In diesem Vorspiel wird der Körper unter Antennen- und Siphonenbewegungen allmählich höher gestellt; die Frequenz der Beinbewegungen steigt dabei. Dann zögert die Larve 1—3 sec. Das Hinterbein, mit dem abgeschleudert werden soll, wird unter das Abdomen abgewinkelt. Zur Seite jenes Beines wenden nun *A. fabae*, *M. persicae* und *A. pisum* (Aphididae) ihre Abdomenspitze, wobei nur die Endsegmente (10., 8., 7.) hinter den Siphonen beteiligt sind. Der Kottropfen erscheint am Anus und wird mit einer schnellen Streckbewegung des gewinkelt angelegten Beines abgeschleudert.

Bisher fehlen entsprechend detaillierte Untersuchungen bei anderen Familien. Allgemein ist unter den Aphiden-Familien verbreitet, daß beim Erscheinen des Kopftropfens derselbe wie bei den Adulten einige Male eingezogen und wieder ausgestoßen wird. Dann erfaßt die Larve den Tropfen mit dem unteren Drittel der Schiene und schleudert ihn mit einer schnellen Bewegung fort. Einzelheiten lassen sich aus den Skizzen Abb. 3 und 4 entnehmen.

Ich untersuchte bei der Pfirsichblattlaus *M. persicae*, wie häufig das linke oder rechte Hinterbein von den Larven benutzt wurde. Bei 128 untersuchten Individuen wurde in genau 50% der Fälle das linke oder das rechte Bein bewegt. Trennte man die Individuen nach dem Gesichtspunkt, ob sie das linke oder das rechte Bein benutzten, fanden sich in den neuen Kolonien wiederum beide Möglichkeiten verwirklicht, d. h., jede Laus kann sowohl rechts als auch links den Tropfen abschleudern. Bei Behinderung des einen bewegten Beines vor dem Abschleudern des Honigtautropfens übernimmt in manchen Fällen das andere Hinterbein diese Funktion. Nach Abschneiden des einen wird jeweils das andere benutzt und nach Entfernen beider Hinterbeine wird nach vergeblichen Versuchen mit jeweils einem der Beinstümpfe (Femur) der Körper gesenkt, der Honigtautropfen meistens auf die Pflanzenoberfläche abgelegt. Die Rücken der Tiere waren hier verschmiert. Keine der amputierten Pfirsichblattläuse kam zur Reproduktion.

Die Aphidenlarven, die den Kottropfen abschleudern, haben an der dorsalen Seite der Hinterbeinschienen zwei Reihen besonders langer Haare. Sie dienen offenbar dazu, den wie in einem Korb zwischen Cauda und Analplatte gehaltenen Tropfen herauszuholen, zum anderen aber eine Benetzung zu verhindern (Kunkel, 1969).

Da es sich anscheinend auch um ein interessantes systematisches Merkmal handelt, wurde eine große Anzahl heimischer Aphiden daraufhin unter-

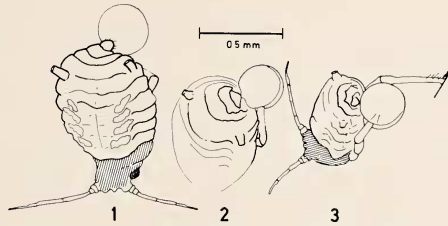


Abb. 4. Skizzen wie Abb. 3. *A. fabae*, 1 L4, 2 L3, 3 L2. 1: der Kottropfen ist ausgetreten, linkes Hinterbein noch ohne Kontakt. 2: Das Hinterbein hat den Tropfen erfaßt, er wird dadurch und durch eine Verbindung zum Anus verformt. 3: Der Tropfen hängt nunmehr ausschließlich an der Hinterbeintibia.

sucht. Je nach Art der Tibienbehaarung konnten 4 Gruppen aufgestellt werden, deren systematische Verbreitung in Tab. 2 gezeigt wird und von denen Beispiele in Abb. 5 gebracht werden:

Gruppe A, Larval und adult: Haare kurz, unter sich etwa gleich lang, anscheinend unregelmäßig verteilt.

Gruppe B, Larval: Haare meistens von der Länge der Schienenbreite, unter sich etwa gleich lang, nur gegen das Schienenende häufig länger. Das typische Erscheinungsbild läßt 6 Reihen erkennen: Die dorsale, laterale und ventrale Reihe jeweils an der Innen- und Außenseite der Tibien.

Adult: Entweder ähnlich wie bei den Larven oder starke Haarvermehrung, bei der keine Reihenbildung erkennbar ist.

Gruppe C, Larval: Ähneln weitgehend den Verhältnissen der Gruppe B. Doch bestehen die beiden dorsalen Reihen aller 3 Beinpaare aus deutlich längeren Haaren. Die äußere laterale Haarreihe kann von spezialisierten Borsten gebildet werden („Rastralborsten“, Börner, 1952).

Adult: Ähnlich dem larvalen Bild. Häufig sind die lateralen Reihen vermehrt.

Besondere Entwicklungen, larval als auch adult: Die Förderung der dorsalen Haare kann auch auf andere Beinglieder übergehen, selbst auf die Antennen.

Gruppe D, Larval: Die Förderung der dorsalen Haarreihen findet sich nur auf den H i n t e r b e i n s c h i e n e n und dort nur in den unteren zwei Dritteln;

die mittleren und vorderen Beinpaare weisen eine Behaarung auf, wie sie bei Vertretern der Gruppe B vorkommt.

Adult: Die Erwachsenen kennen keinerlei Förderung der Dorsalreihen.

Nicht jede bearbeitete Art konnte eindeutig einer der vier Gruppen zugeordnet werden. Selbstverständlich sind hier noch weitere Untersuchungen notwendig. So hat die Erstlarve von *Thelaxes dryophyla* (Schrk.) nur an den Tibienenden verlängerte Dorsalhaare (ähnlich der Larven von *Horma-*

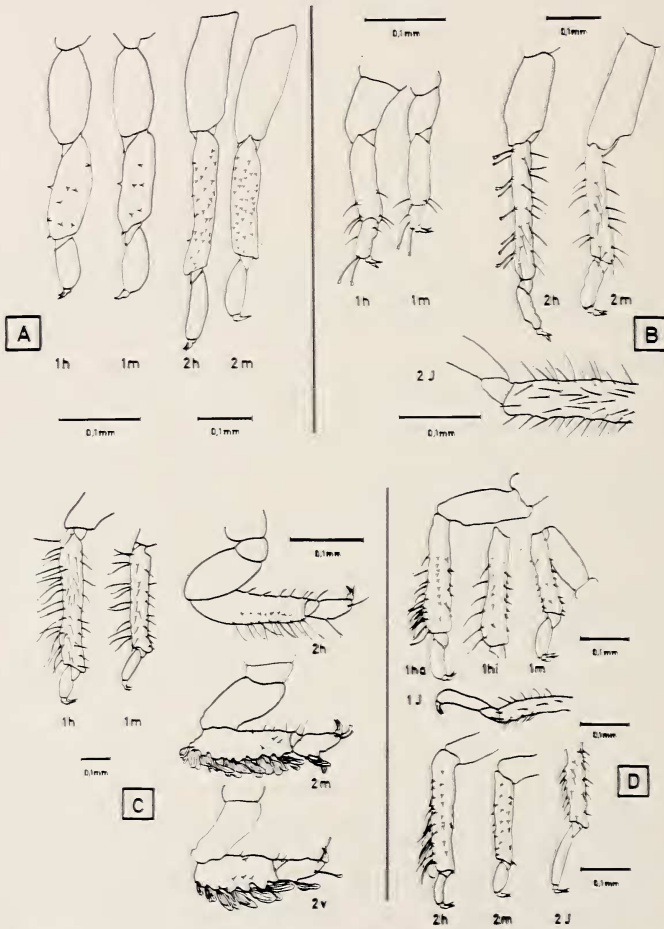


Abb. 5. Behaarung der Tibien. Außenseite des hinteren (h) und mittleren (m) linken Beines (wenn nicht anders vermerkt). A, B, C, D: Gruppeneinteilung nach Behaarungstyp. A: 1 *Pemphigus bursarius* (L.), L1; 2 *Mindarus abietinus* Koch, L2; B: 1 *Hormaphis betulae* Mordv., L1; 2 *Anoecia vagans* Koch, L1; J Tibienende einer apteren Adulten; C: 1 *Pterocomma pilosum* Bckt., L1; 2 *Periphyllus testudinatus* (Thort.), Latenzlarve, v Vorderbein; D: 1 *Betulaphis brevipilosa* Börn., L2; 2 *Myzus persicae* (Sulz.), L1, a Außen-, i Innenansicht, J Tibienende einer apteren Adulten.

phis betulae Mordv.); spätere Stadien gehören eher zu Gruppe C. Die Callaphidide *Phyllaphis tagi* (L.) ist an den Tibien nur sehr spärlich dorsal behaart. Sie könnte zur Gruppe C gezählt werden. *Euceraphis punctipennis* (Zett.), *Clethrobius comes* (Walk.) und *Symydobius oblongus* (v. Heyd.), untereinander näher verwandte Callaphididen (Kunkel, unpubl.), müssen wohl ebenfalls zur Gruppe C gezählt werden, obwohl hier die Dorsalhaare des vorderen und mittleren Beinpaars nicht ganz die Länge von denen des hinteren Beinpaars erreichen. Die überwiegende Zahl der Callaphididen-Arten gehört aber in die Gruppe D. Wie aus Tab. 2 zu ersehen ist, stimmt das Vorkommen der verlängerten dorsalen Haare an den Tibien mit der Verbreitung des Verhaltens, den Kottropfen abzuschleudern, überein.

In diesem Zusammenhang seien zwei weitere Befunde erwähnt. Die Latenzlarven von *Periphyllus testudinatus* (Thort.) sitzen als typische Blattflächenbesiedler möglichst eng der Pflanzenoberfläche an: Spatelförmige Haare am Körperende, dazu auch an den Dorsalseiten der Tibien des vorderen und mittleren Beinpaars unterstreichen diese Tendenz. Sie nehmen nach den Untersuchungen von Ehrhardt (1967) auch in der Dormanzphase Siebröhrensaft auf und produzieren Kot. Deshalb können sie offenbar nicht auf die einen Korb bildenden dorsalen Haarreihen der Hinterbeine verzichten (Abb. 5, C 2).

Bei *Acyrtosiphon pelargonii* (Kalt.) und bei der Erbsenlaus *A. pisum* fand ich zusätzlich zu den spezialisierten Haarreihen eine Wachsbereifung, und zwar an demselben Ort, also nur an den larvalen Hinterbein-Tibien im unteren Zweidrittel. Hierin ist eine weitere Stütze für die Vorstellung, daß die Hinterbeine morphologisch für ihre besondere Funktion ausgerüstet sind, zu sehen.

Kotabgabe bei Gallbewohnern

In dem aktiven Entfernen des Kotes äußert sich das Bestreben, die klebrige Flüssigkeit möglichst aus der Kolonie herauszuschaffen. Dies geschieht im Gegensatz zu dem Ausspritzen etwa der Cocciden auf eine Entfernung von nur wenigen Zentimetern, kann also naheliegende Regionen der Pflanze durchaus benetzen. Möglicherweise meiden die Aphiden diese Bereiche zum Siedeln; darauf deuten einige Vorversuche hin.

Eine erhöhte Gefahr bedeutet aber der Kot für Bewohner von Höhlungen, mögen sie nun zur ökologischen Gruppe der Wurzelläuse oder der Gallläuse gehören. Hier dürften die Aphiden im Vorteil sein, die 1. viel Wachs produzieren und 2. den Kot nicht mit großer Kraft vom Körper entfernen. Tatsächlich sind innerhalb der Familien Adelgidae und Pemphigidae die kompliziertesten Gallen entstanden. Das Folgende sei auf Gallerzeuger beschränkt.

Die Wachsabscheidung dient bei Gallbewohnern nicht nur zum Schutz des eigenen Körpers, sondern sie wird auch mehr oder weniger passiv auf die Pflanzenoberfläche in den Gallbildungen verteilt. Häufig zeigen gallähnlich (cecidoid) beeinflusste Blattoberflächen besonders dichte Haarbildungen, wodurch die Wachsfäden oder der Wachsreif besser anhaften. Jede im Gallinnenraum befindliche Kotkugel ist deshalb sofort von Wachs umgeben. Auch Exuvien können den Kot neutralisieren. Die Bewohner der Ananas-



Abb. 6. *Sacchiphantes abietis* (L.). Eine L4 schleppt die mit Kot gefüllten Exuvien vorhergehender Stadien hinter sich her.

gallen, besonders *Sacchiphantes*-Arten (Adelgidae) sind offenbar ethologisch und morphologisch dafür eingerichtet, den gesamten Kot von den Exuvien des vorhergehenden Stadiums aufnehmen zu lassen. Die Exuvien bleiben durch einen (Wachs-)Faden mit dem neuen Stadium verbunden. Häufig findet man eine ganze Kette, bestehend aus der Exuvie des 1., 2. und 3. Stadiums, an der Larve des 4. Stadiums hängen (Abb. 6). Die Gallbewohner selbst sind übrigens kaum mit Wachs bedeckt, scheiden aber solches stark ab, wie versuchsweise festgeklebte Exemplare zeigen (Kunkel, 1966).

Bei Pemphigiden kleben in den Gallen vor allem Geflügelte an dem Gemisch von Kot, Wachs, Exuvien und Pilzhyphen fest und verenden. Die Todesrate nicht wachsabscheidender Arten aus der Familie der Aphididae, die gallähnliche Bildungen verursachen, ist weitaus höher und trifft alle Stadien (u. a. *Hyadaphis passerinii* [d. Gu.] an der Heckenkirsche). Feuchte Luft fördert diese Gefahr. Offenbar gibt es bei Verlust der Wachsfädenproduktion kein Zurück. Möglicherweise konnten deshalb Pemphigiden (und Hormaphididen) komplizierte, „echte“ Gallen bilden, „jüngere“ Familien aber nur „Pseudogallen“. Allerdings kann verstärkt Wachsreife erzeugt werden, wie Broadbent (1951) für die beiden Aphididen *Hayhurstia atriplicis* (L.) und *Holcaphis irequens* (Walk.) beschreibt. Für die letztere Art gibt der gleiche Autor an, daß die Larven kurze Beine hätten, deshalb den Kottropfen gerade mit den Tarsen erreichen könnten und ihn auf die „gepuderte“ und vergallte Blattoberfläche ablegten.

Ph. iagi erzeugt als einzige Art ihrer Familie eine Galle, und zwar eine Rollgalle mit Rotbuchenblättern. Sie gehört eindeutig zu der Familie der Callaphididae (u. a. 2. Rüsselglied mit basaler Chitinspange, Tibienenden mit Sporne), ist aber noch im Besitz von fazettierten Wachsdrüsen, die weit-

gehend nach dem alten Muster auf dem Rücken verteilt sind: Jeweils drei pro Segment auf beiden Körperseiten. Die Erstlarven scheiden allerdings nur dorsal über dem Anus lange Wachsfäden ab; die anderen Stadien auch am übrigen Dorsum des Abdomens und Thoraxes. Die sehr langen Wachsfäden z. T. von den Extremitäten abgerissen, bedecken dabei auch dieselben, fallen ab und liegen auf der Blattoberfläche. Wie von einer Callaphidide zu erwarten, entfernen die Larven ihren Kot durch Abschleudern, wobei die dorsalen Wachsfäden sie nicht behindern. *Ph. fagi* vereint also Gallbildung und Wachsfädenproduktion mit dem Kotabgabemodus „jüngerer“ Familien. Dadurch ist sie für phylogenetische Erörterungen über die in dieser Arbeit beschriebenen Erscheinungen im Zusammenhang mit der Kotabgabe sehr interessant geworden.

Diskussion

Die Kotabgabe hat für die Aphiden eine große Bedeutung, das ergibt sich u. a. aus den kurz gestreiften Problemen der Gallbildner und aus der Trophobiose mit Ameisen. Diese wichtige Rolle läßt sich auch aus den zahlreichen ethologischen und morphologischen Einrichtungen im Zusammenhang mit der Kotabgabe folgern. Deshalb ist zu erwarten, daß sie wichtige Merkmale bietet, die zur Verbesserung des bisher sehr unbefriedigenden Aphidina-Systems beitragen können. Tatsächlich wird das von mir (Kunkel, 1966) vorgeschlagene System bestätigt, dem größtenteils andere Merkmale zugrundeliegen (u. a. Ei-Wachsdrüsen und Hinterbein-„sensillen“ der Oviparen; Verlauf der Flügelader RS; Form der spezialisierten Oenocyten, die dem Mycetom anliegen; Artspektrum bestimmter Räuber und Parasiten). In Tab. 2 werden die Familien der Aphidina viviovipara in linearer Reihenfolge aufgeführt, wobei die erstgenannte Familie jeweilige Schwestergruppe der folgenden ist: Pemphigidae, Mindaridae, Hormaphididae, Anoeciidae und die darauf folgenden Familien, die sich wahrscheinlich parallel mit den Angiospermen entfaltet haben, und die ich zur Überfamilie der Aphidoidea zusammenfaßte (s. auch Kunkel, 1967 a). „Aphidoidea“ ist taxonomisch wohl eine zu vieldeutige Bezeichnung. Innerhalb dieser Überfamilie lassen sich zwei Gruppen trennen: 1. Thelaxidae s. str., Chaitophoridae, Pterocommididae und Lachnidae; 2. Callaphididae, Drepanosiphonidae und Aphididae. Die Thelaxidae s. str. entsprechen den Thelaxini Börners. In dieses System sind die Greenideidae (Nähe der Anoeciidae oder Thelaxidae?), Gattungen wie *Lizerius*, *Ceriaphis*, *Phloeomyzus*, *Stegophylla* usw. noch nicht eingefügt. Vielleicht kann ein Fortschritt erzielt werden, wenn man auch bei diesen Aphiden auf Merkmale im Zusammenhang mit der Kotabgabe achtet.

Phylogenetisch wurde offenbar zuerst der Kot gleich am Anus von Wachsfäden aufgefangen, dann kam es zum Abspritzen dieses Tropfens. In den „jüngsten“ Familien (zu einer Überfamilie zu vereinigen) schleudern die Larven den Kottropfen mit einem Hinterbein ab. Bei ihnen werden die

beiden Dorsalreihen der Tibienhaare verlängert, in der einen Gruppe an allen Beinen, in der anderen nur an den Hinterbeinen.

Allerdings darf man die Einteilung in diese drei Stufen noch nicht als endgültig gesichert ansehen. Möglicherweise ist die Beschränkung einer spezialisierten Dorsalbehaarung auf die Hinterbeintibien konvergent innerhalb der Callaphididae und bei den Vorfahren der Drepanosiphonidae-Aphididae entstanden. Vielleicht ist das larvale Verhalten des Kotabschleuderns bei noch nicht untersuchten Vertretern der Hormaphididae vorhanden (nicht bei *H. betulae*). Bei den Anoeciidae kann das Verhalten u. U. durch Einfluß von Ameisen wieder verloren gegangen sein. Das ist etwa innerhalb der Lachniden nachweisbar (Kunkel, unpubl.). Allerdings haben die Tibien von *Anoecia vagans* Koch, einer nur wenig eng mit Ameisen zusammenlebenden Art (Zwölfer, 1957/58), keine dorsal geförderten Haare, was man so interpretieren könnte, daß die Larve den Kot nicht abschleudert.

Abscheidung von Wachs dürfte bei allen Sternorrhynchen und Auchenorrhynchen primär im Zusammenhang damit zu stellen sein, daß die gefährliche Klebrigkeit des Kotes auf diese Weise neutralisiert werden konnte. Hypothesen, die im Wachs ein Exkret, ein metabolisches Reagieren auf ein Überangebot an Kohlenhydraten sehen wollen, halte ich nicht für notwendig. Verschiedene Male verzichteten die Aphiden aus folgenden Gründen auf eine Produktion von Wachsfäden:

1. Die Phylloxeriden geben als spezialisierte Lokalbibtoren keinen Kot mehr ab und können so auf den Schutz verzichten.
2. Innerhalb der Pemphigiden befinden sich einige Arten, bei denen Ameisen die Aufgabe übernommen haben, den Kot zu entfernen (Nahrung!) und damit zu neutralisieren.
3. Bei den Hormaphididen und den von ihnen ableitbaren Familien (Tab. 2) wird der Kot aktiv entfernt. Einige Species mit jener Verhaltensweise, so z. B. die oben besprochene Callaphidide *Ph. fagi*, haben noch beinahe das vollständige alte Muster der fazettierten Wachsdrüsen (2×3 dorsale Reihen). Daraus läßt sich folgern, daß der Verzicht auf Produktion von Wachsfäden nicht unmittelbar mit dem neuen Defäkationsmodus gekoppelt war. Dennoch war er möglich und ist an verschiedenen Stellen des Systems konvergent verwirklicht.

Zusammenfassung

Die spezialisierte Ernährung der Aphiden von Phloemsaft führt zur Ausscheidung eines großen Volumens flüssig-klebrigen Kotes („Honigttau“), der durch besondere morphologische und ethologische Einrichtungen unschädlich gemacht (neutralisiert) werden muß.

Es dürften drei verschiedene Modi des Kotens entwickelt worden sein: 1. Bildung eines in Wachsfäden gehaltenen Kottropfens am Anus. 2. Abspritzen des Kottropfens vom Anus. 3. Abschleudern des Kottropfens vom Anus mit dem distalen Tibiendrittel eines der Hinterbeine.

Diese Modi einschließlich begleitender Einrichtungen und ihre Verbreitung im System der Aphidina, zudem die Kotabgabe bei Gallbewohnern werden dargestellt. Der taxonomische Wert dieser Untersuchungen und der Verlust der Wachsfäden-Produktion wird diskutiert.

Summary

The specialised feeding habit of aphids (sucking phloem sap) results in defecation of a handsome volume of liquid-sticky excrement ("honeydew"). The danger of sticking together must be neutralized by a special morphological and ethological feature.

Three different ways of defecation seem to have been evolved: 1. Formation of a drop of excrement at the anus coated by wax filaments. 2. Spraying the drop off the anus. 3. Flinging the drop off the anus by the distal part of a hindleg-tibia.

These modes inclusively some adjoining features and their distribution within the system of Aphidina, and the defecation of gallinhabitants are described. The taxonomic value of these investigations and the loss of wax filament production is discussed.

Literatur

- Banks, C. J. (1958): Effects of the ant, *Lasius niger* (L.), on the behaviour and reproduction of the Black Bean Aphid, *Aphis fabae* Scop. — Entomol. Res. 49, 701—714.
- Börner, C. (1952): Europae centralis Aphides. Die Blattläuse Mitteleuropas. — Mitteilungen der Thüringschen Botan. Ges. Beiheft 3, 488 pp., Weimar.
- Broadbent, L. (1951): Aphid excretion. — Proc. R. Ent. Soc. London (A) 26, 97—103.
- Eastop, P. (1952): A sound production mechanism in the Aphididae and the genetic position of the species possessing it. — Entomologist 85, 57—61.
- Ehrhardt, P. (1967): Über die Beziehungen der Latenzlarven von *Chaitophoria xanthomelas* Koch (Aphididae, Homoptera) zu ihrer Wirtspflanze. — Angew. Zool. 54, 21—36.
- Kloft, W. (1959): Versuch einer Analyse der trophobiotischen Beziehungen von Ameisen zu Aphiden. — Biol. Zentralblatt 78, 865—870.
- (1965): Die Honigtau-Erzeuger des Waldes. In: Kloft, W., W. Kaeser, A. Maurizio: Das Waldhonigbuch. 220 S. München (Ehrenwirth-Verlag).
- , und H. Kunkel (1969): Die Bedeutung des Ortes der Nahrungsaufnahme pflanzensaugender Insekten für die Anwendbarkeit von Insektiziden mit systemischer Wirkung. — Pflanzenkr. u. Pflanzenschutz 76, 1—8.
- Kunkel, H. (1966): Ernährungsphysiologische Beziehungen der Sternorrhyncha zur Wirtspflanze unter besonderer Berücksichtigung der Coccina und Aphidina. Diss. 172 S. u. Anhang, Bonn.
- (1967): Systematische Übersicht über die Verteilung zweier Ernährungsformtypen bei den Sternorrhyncha (Rhynchota, Insecta). — Angew. Zool. 54, 37—114.
- (1969): Über das Verhalten der Aphiden und verwandter Honigtauerzeuger bei der Abgabe von Honigtau. Apimondia. Der XII. Internationale Bienenzüchter-Kongreß München 1969, 477—481. Bukarest (Verlag der Apimondia).
- Kyber, J. F. (1815): Einige Erfahrungen und Bemerkungen über Blattläuse. Germar's Mag. Entomol. 1, 1—39.
- Leonhardt, H. (1940): Beiträge zur Kenntnis der Lachniden, der wichtigsten Tannenhonigtauerzeuger. — Z. Angew. Ent. 27, 208—272.
- Mordvilko, A. (1934): On the evolution of Aphids. — Arch. f. Naturgesch. (N. F.) 3, 1—60.

- Smith, L. M. (1937): Growth, reproduction, feeding and wing development of the Mealy Plum Aphid in relation to climatic factors. — J. agric. Res. 54, 345—364.
- Tembrock, G. (1968): Grundriß der Verhaltenswissenschaften. — 207 S. Jena (Gustav Fischer Verlag).
- Weber, H. (1928): Skelett, Muskulatur und Darm der schwarzen Blattlaus *Aphis fabae* Scop. mit besonderer Berücksichtigung der Funktion der Mundwerkzeuge und des Darmes. — Zoologica 28, 120 S. u. 12 Taf. Stuttgart.
- Zwölfer, H. (1957—1958): Zur Systematik, Biologie und Ökologie unterirdisch lebender Aphiden (Homoptera, Aphidoidea). — Z. Angew. Ent. 40, 182—221 (1957); 40, 528—575 (1957); 42, 129—172 (1958); 43, 1—52 (1958).

Anschrift des Verfassers: Dr. Hartwig Kunkel, Institut für Angewandte Zoologie der Universität, 53 Bonn, An der Immenburg 1.